昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, September 2013, 56(9): 1038 - 1046 ISSN 0454-6296

白蚁踪迹信息素研究进展

嵇保中[1,*]，刘曙雯[2]，曹丹丹[1]，杨锦锦[1]，赵正萍[1]，张新慰[1]
（1. 南京林业大学森林资源与环境学院，南京 210037；2. 南京中山陵园管理局，南京 210014）

摘要：近年来，固相微萃取技术的使用显著促进了白蚁踪迹信息素研究的开展。目前，已有77种白蚁的踪迹信息素得到研究，常见化学成分为十二碳单烯醇、十二碳二烯醇和十二碳三烯醇，其次为新松柏烯。已经鉴定的踪迹信息素主要为单组分或双组分系统。白蚁踪迹信息素由腹板腺分泌，除澳白蚁科的达氏澳白蚁 *Mastotermes darwiniensis* 具有3个腹板腺外，现存的白蚁均具有1个腹板腺，位于第4或第5腹节。所有腹板腺都具有类型Ⅰ和Ⅱ两类细胞，原白蚁亚科(Termopsinae)、齿白蚁科(Serritermitidae)、鼻白蚁科(Rhinotermitidae)种类的腹板腺还具有类型Ⅲ细胞。踪迹信息素的生物合成还缺乏研究，推测有甲羟戊酸、脂肪醇和饱和表皮烃3种途径。白蚁踪迹信息素的简约性十分显著，不同地理分布、生物生态习性以及一些系统距离较远的种类具有相同和密切相关的踪迹信息素。对于许多种类，相同的信息化合物具有踪迹信息素和配对性信息素双重功能。白蚁踪迹信息素种特异性和简约性的适应意义和进化机制需要进一步研究。

关键词：白蚁；踪迹信息素；化学结构；腹板腺；生物合成；简约性
中图分类号：Q968 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2013)09-1038-09

Research progress in trail pheromones in termites

JI Bao-Zhong[1,*], LIU Shu-Wen[2], CAO Dan-Dan[1], YANG Jin-Jin[1], ZHAO Zheng-Ping[1], ZHANG Xin-Wei[1] (1. College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. Administration Bureau of Dr. Sun Yat-sen's Mausoleum, Nanjing 210014, China)

Abstract: In recent years, the use of solid phase micro-extraction has promoted significant advances in the field of trail pheromones of termites. Up to now, trail pheromones of termites are known in 77 species, and the common components include dodecaenol, dodecadienol, dodecatrienol as well as neocembrene. The trail pheromones in termites mainly consist of single or two components. In termites, trail pheromones emanate from the sternal gland. *Mastotermes darwiniensis* belonging to Mastotermitidae is the only extant termite to possess three sternal glands. Other termites possess one sternal gland located on the 4th or 5th sternite. All sternal glands possess class Ⅰ and Ⅱ cells. Class Ⅲ cells are present only in the Termopsinae, Serritermitidae and Rhinotermitidae. No studies have been done on the biosynthesis of termite trail pheromones. Three biosynthesis pathways were hypothesized: the mevalonate pathway, the aliphatic alcohol pathway and the saturated cuticular hydrocarbon pathway. The parsimony of trail pheromones is well developed in termites. The same or closely related trail pheromones are present in species from different geographic origins, different ecological life types, and unrelated taxa. In many species, the same semiochemical possesses the double function of trail pheromone and sex-pairing pheromone. The adaptability and evolutionary mechanism of both the species specialty and the parsimony of the trail pheromones need to be further explored.

Key words: Termites; trail pheromones; chemical structure; sternal gland; biosynthesis; parsimony

踪迹信息素(trail pheromone 或 trail-following pheromone)是动物分泌的用于标记同种个体行进路线的信息化学物质(semiochemical)，既可标记单个动物的行进路线，也可标记集体行动时的行进路线。束带蛇 *Thamnophis sirtalis* 有群居越冬的习性，在秋季向越冬蛇窟迁移过程中，应用释放的气味作

基金项目：高等学校博士学科点专项科研基金项目(20123204110001)；江苏省自然科学基金项目(BK2012816)；南京市建委中山陵园管理局资助课题(200409)；江苏高校优势学科建设工程资助项目(164010641)
作者简介：嵇保中，男，1957年生，江苏灌南人，博士，教授，研究方向为昆虫生理生化及森林有害生物综合防治，E-mail：jbz9885@njfu.edu.cn
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail：jbz9885@njfu.edu.cn
收稿日期 Received：2013-03-25；接受日期 Accepted：2013-08-07

为踪迹信息素（Costanzo，1989）；独栖性的旖凤蝶 *Iphiclides podalirius* 幼虫在栖息和取食场所之间建立丝质通道，丝上含有踪迹信息素，幼虫能识别自己和其他同种幼虫之间的丝质标记道路（Weyh and Maschwitz，1982）；营群居生活的鳞翅目幼虫常通过踪迹信息素标记采食和回巢路线，以提高采食效率（Colasurdo and Despland，2005）。苹天幕毛虫 *Malacosoma americanum* 幼虫群居于网膜下方，在栖息和取食场所间铺设丝质通道，通道含踪迹信息素5β-胆甾烷-3，24-二酮，幼虫个体根据标记线路进行集体采食和回巢活动（Peterson and Fitzgerald，1991）。

社会性昆虫如蜂、蚁、白蚁等是踪迹信息素应用最为普遍的类群，其中白蚁因长期穴居生活，视觉器官退化，踪迹信息素的作用尤为显著。1889 年 Dudley 等注意到白蚁行进路线的气味刺激（Bordereau and Pasteels，2011）。20 世纪 60 年代，证实腹板腺为白蚁踪迹信息素的分泌器官（Stuart，1961）。20 世纪 70 年代以后，随着仪器分析技术特别是固相微萃取等技术的进步，白蚁踪迹信息素化学结构鉴定工作明显加快，同时在踪迹信息素功能、分泌器官以及进化特征等方面也取得了显著进展。

1　白蚁踪迹信息素的化学成分

目前已进行踪迹信息素鉴定的白蚁种类涉及 6 科 36 属 77 种，其中澳白蚁科（Mastotermitidae）1 属 1 种；原白蚁科（Termopsidae）4 属 5 种；草白蚁科（Hodotermitidae）1 属 1 种；木白蚁科（Kalotermitidae）6 属 9 种；鼻白蚁科（Rhinotermitidae）8 属 17 种；白蚁科（Termitidae）16 属 43 种；齿白蚁科（Serritermitidae）1 属 1 种。共鉴定出 16 类踪迹信息素系统，其中单组分系统 8 个、双组分系统 7 个、三组分系统 1 个，分述见表 1。

白蚁踪迹信息素主要为醇、醛、烃类物质，其中十二碳烯醇类最为广泛，其次为大环二萜类（macrocyclic diterpenes）新松柏烯和降碳倍半萜（norisoprenoids）（*E*）-2，6，10-三甲基-5，9-十一碳二烯-1-醇等。有报道认为踪迹信息素的主要活性结构为 3（*Z*）戊烯-1-醇基，一些具有类似结构的化合物也具有踪迹活性（文平等，2011）。多数白蚁的踪迹信息素为单组分和双组分系统，仅个别种类为三组分系统。固相微萃取等现代提取分析技术的使用，正逐步订正已有的鉴定结果，如黄颈木白蚁 *Kalotermes flavicollis* 的踪迹信息素最初被鉴定为 3（*Z*）-十二碳单烯-1-醇（Shatov，1977），随后被鉴定为壬醇 + 癸醇 + 十一醇 + 十二烷醇（nonanol + decanol + undecanol + dodecanol）的混合物（Klochkov and Pushin，1989），近来的研究发现腹板腺表面不存在上述混合物，又被重新鉴定为 3（*Z*）-十二碳单烯-1-醇［（*Z*）-dodec-3-en-1-ol］（Sillam-Dussès *et al*.，2009b）。内华达动白蚁 *Zootermopsis nevadensis* 的踪迹信息素最初鉴定为顺-4，6-二甲基十二碳-1-醛（4，6-dimethyldodecanal）（Lüscher，1961），后来被鉴定为正己酸（n-hexanoic acid）（Hummel and Karlson，1968），但近来重新鉴定为顺-4，6-二甲基十二碳-1-醛（Bordereau *et al*.，2010a）。新松柏烯（neocembrene）曾被鉴定为澳桉象白蚁 *Nasutitermes exitiosus*、*N. graveolus*、*N. walkeri*（Moore，1966；Birch *et al*.，1972）和 *Trinervitermes bettonianus*（McDowell and Oloo，1984）的踪迹信息素，近期的研究表明象白蚁属 *Nasutitermes* 和三脉白蚁属 *Trinervitermes* 一些种类的踪迹信息素是由 2，6，10-三甲基-2，6，10-十二碳三烯-12-醇（金合欢醇，法呢醇）+ 新松柏烯（dodecatrienol + neocembrene）构成的两组分系统。美象白蚁 *Nasutitermes corniger* 的踪迹信息素曾被鉴定为 3，6，8（*Z*，*Z*，*E*）-十二碳三烯-1-醇 + 新松柏烯构成的两组分系统（Traniello，1982），近期发现了新的微量组分三脉三烯（trinervitatriene），使其成为 3，6，8（*Z*，*Z*，*E*）-十二碳三烯-1-醇 + 新松柏烯 + 三脉三烯的三组分系统（Sillam-Dussès *et al*.，2010）。

2　白蚁踪迹信息素的生物合成与分泌

踪迹信息素的生物合成还缺乏系统研究，根据已鉴定踪迹信息素的化学结构，推测其生物合成可能有 3 条途径（Bordereau and Pasteels，2011）：（1）甲羟戊酸途径：甲羟戊酸→牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸（geranylgeranyl-PP）→新松柏烯（neocembrene）或（*E*）-2，6，10-三甲基-5，9-十一碳二烯-1-醇［（*E*）-2，6，10-trimethyl-5，9-undecadien-1-ol］。由于牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸与白蚁防卫信息素的生物合成有关（Prestwich，1981），因此可能为踪迹和防卫信息素共用的前体化合物。（2）脂肪醇途径：脂肪酸、油酸、亚油酸经 β 氧化和还原→十二碳一或二烯醇（Tokoro *et al*.，1990，1992）。而亚油酸在 ω-4 脱氢

表 1 已报道的白蚁踪迹信息素组分

Table 1 Reported trail pheromone components in termites

踪迹信息素组分 Trail pheromone components		白蚁种类 Species	参考文献 References
单组分系统 Mono-component system	3, 6, 8 (*Z*, *Z*, *E*)-十二碳三烯-l-醇 (*Z*, *Z*, *E*)-Dodeca-3, 6, 8-trien-1-ol	*Heterotermes tenuis*, 大和白蚁 *Leucotermes speratus*, 美洲散白蚁 *Reticulitermes flavipes*, 南欧网纹散白蚁 *R. lucifugus*, *Reticulitermes lucifugus grassei*, 桑特散白蚁 *R. santonensis*, 栖北散白蚁 *R. speratus*, 南方散白蚁 *R. virginicus*, 格斯特乳白蚁 *Coptotermes gestroi*, *Rhinotermes marginalis*, 油梨长鼻白蚁 *Schedorhinotermes lamanianus*, *Psammotermes hybostoma*, *Pseudacanthotermes militaris*, *P. spiniger*, *Apicotermes* sp., *Cubitermes* sp., *Drepanotermes perniger*, *Termes hispaniolae*, *Cornitermes bequaerti*, *C. cumulans*, *C. snyderi*, *Embiratermes festivellus*, *Syntermes grandis*	Tai *et al*., 1969; Matsumura *et al*., 1972, 1976; Kaib *et al*., 1982; Yamaoka *et al*., 1987; Tokoro *et al*., 1990; Bordereau *et al*., 1991, 1993; Laduguie *et al*., 1994; Wobst *et al*., 1999; Sillam-Dussès *et al*., 2006, 2011; Bordereau and Pasteels, 2011
	3, 6 (*Z*, *Z*)-十二碳双烯-1-醇 (*Z*, *Z*)-Dodeca-3, 6-dien-1-ol	巴基斯坦钩白蚁 *Ancistrotermes pakistanicus* 黑翅土白蚁 *Odontotermes formosanus*	邓晓军等, 2002; Robert *et al*., 2004
	3(*Z*)-十二碳单烯-1-醇 (Z)-Dodec-3-en-1-ol	麻头砂白蚁 *Cryptotermes brevis*, *C. darlingtonae*, *C. pallidus*, *Incisitermes tabogae*, 黄颈木白蚁 *Kalotermes flavicollis*, *Neotermes holmgreni*, *Postelectrotermes howa*, *Procryptotermes falcifer*, *P. leewardensis*, 美洲散白蚁 *Reticulitermes flavipes*, 西方散白蚁 *R. hesperus*, 南欧网纹散白蚁 *R. lucifugus*, 黄胸散白蚁 *R. speratus*, *Macrotermes michaelseni*, *Amitermes messinae*, *A. unidentatus*, *Nasutitermes kempae*, *Trinervitermes bettonianus*, *T. geminatus*, *T. gratiosus*, *T. occidentalis*, *T. togoensis*, *T. trinervius*	Shatov, 1977; Kaib *et al*., 1982; MacFarlane, 1983; Runcie, 1987; Saran *et al*., 2007; Sillam-Dussès *et al*., 2009b
	新松柏烯 Neocembrene	*Prorhinotermes canalifrons*, *P. inopinatus*, *Trinervitermes trinervoides*	Tschinkel and Close, 1973; Sillam-Dussès *et al*., 2005, 2009a
	顺-4 ,6-二甲基十二碳-1-醛 syn-4, 6-Dimethyldodecanal	内华达动白蚁 *Zootermopsis nevadensis*, 狭颈动白蚁 *Z. angusticollis*	Bordereau *et al*., 2010
	十八碳醛 C18 aldehyde	非洲草白蚁 *Hodotermes mossambicus*	Bordereau and Pasteels, 2011
	(10*Z*, 13*Z*)-19 碳-10, 13-二烯-2-酮 (10*Z*, 13*Z*)-Nonadeca-10, 13-dien-2-one	*Glossotermes oculatus*	Hanus *et al*., 2012
	(*E*)-2, 6, 10-三甲基-5, 9-十一碳二烯-1-醇 (*E*)-2, 6, 10-Trimethyl-5, 9-undecadien-1-ol	达氏澳白蚁 *Mastotermes darwiniensis*, 澳洲盲白蚁 *Porotermes adamsoni*, 维多利亚胄白蚁 *Stolotermes victoriensis*	Sillam-Dussès, 2004; Sillam-Dussès *et al*., 2007

续表 1 Table 1 continued

	踪迹信息素组分 Trail pheromone components	白蚁种类 Species	参考文献 References
双组分系统 Di-component system	3(*Z*)-十二碳单烯-1-醇 + 种特异性组分 (*Z*)-Dodec-3-en-1-ol + species special component	土垅大白蚁 *Macrotermes annandalei*，黄翅大白蚁 *M. barneyi*，可可大白蚁 *M. bellicosus*，东非大白蚁 *M. subhyalinus*，海南土白蚁 *Odontotermes hainanensis*，*O. maesodensis*	Peppuy *et al*., 2001a, 2001b
	3, 6, 8 (*Z*, *Z*, *E*)-十二碳三烯-l-醇 +3, 6, 8(*Z*, *E*, *E*)-十二碳三烯-1-醇 (*Z*, *Z*, *E*)-Dodeca-3, 6, 8-trien-1-ol +3, 6, 8(*Z*, *E*, *E*)-dodecatrien-1-ol	台湾乳白蚁 *Coptotermes formosanus*	Tokoro *et al*., 1992, 1994
	4, 6-二甲基十二碳-1-醇 + 微量的 4, 6-二甲基十二碳-1-醛 4, 6-Dimethylundecan-1-ol + trace 4, 6-dimethyldodecanal	山林原白蚁 *Hodotermopsis sjostedti*	Bordereau and Pasteels, 2011; Lacey *et al*., 2011
	新松柏烯 +3, 6, 8 (*Z*, *Z*, *E*)-十二碳三烯-1-醇 Neocembrene + (*Z*, *Z*, *E*)-dodeca-3, 6, 8-trien-1-ol	简单原鼻白蚁 *Prorhinotermes simplix*	Sillam-Dussès *et al*., 2009a
	十二碳烯醇 + 十二碳二烯醇 Dodecenol + dodecadienol	*Odontotermes latericius*	Bordereau and Pasteels, 2011
	2, 6, 10-三甲基-2, 6, 10-十二碳三烯-12-醇 + 新松柏烯 Dodecatrienol + neocembrene	中非弓白蚁 *Amitermes evuncife*, *Armitermes euhamignathus*, *Constrictotermes cyphergaster*, 美象白蚁 *Nasutitermes corniger*, *Nasutitermes coxipoensis*, *N. diabolus*, *N. ephratae*, *N. graveolus*, *N. guayanae*, *N. kemneri*, *N. lujae*, *N. voeltzkowi*, *Trinervitermes geminatus*, *T. rinervoides*	Tschinkel and Close, 1973; Traniello, 1982; Kotoklo *et al*., 2010; Sillam-Dussès *et al*., 2010; Bordereau and Pasteels, 2011
	3, 6(*Z*, *Z*)-十二碳双烯-1-醇 + 3(*Z*)-十二碳单烯-1-醇 (*Z*, *Z*)-Dodeca-3, 6-dien-1-ol + (*Z*)-dodec-3-en-1-ol)	黑翅土白蚁 *O. formosciius*	Wen *et al*., 2012
三组分系统 Tri-component system	2, 6, 10-三甲基-2, 6, 10-十二碳三烯-12-醇 + 新松柏烯 + 三脉三烯 Dodecatrienol + neocembrene + trinervitatriene	美象白蚁 *N. corniger*	Sillam-Dussès *et al*., 2010

酶作用下脱氢，进而进行 β 氧化和还原，则可产生十二碳三烯醇。有报道合成的踪迹信息素在体内以前体形成存在，分泌后进一步水解活化。如栖北散白蚁 *R. speratus* 踪迹信息素为 3, 6, 8(*Z*, *Z*, *E*)-十二碳三烯-1-醇，其在工蚁体内以酯化物的前体贮存，前体分别与硬酯酸、油酸、亚油酸形成酯化物，前体化合物经水解后的踪迹活性提高 20 倍以上（Tokoro *et al*., 1990；文平等，2011）。(3) 饱和表皮烃途径：醋酸盐和丙酸盐作用→饱和脂肪酸→4, 6-二甲基十一碳-1-醇或 4, 6-二甲基十二碳-1-醛。

白蚁踪迹信息素由腹板腺合成分泌，腹板腺在不同白蚁类群以及不同白蚁品级中普遍存在，但数

量和位置因类群或品级而异。澳白蚁科的达氏澳白蚁具有 3 个独立的腹板腺，分别位于第 3，4 和 5 腹节腹板中部，以第 4 腹板的最大。其他白蚁均只有 1 个腹板腺，但位置有变化，木白蚁科、鼻白蚁科、齿白蚁科(Serritermitidae)、白蚁科的腹板腺位于第 5 腹节腹板前部；草白蚁科、原白蚁科的腹板腺位于第 4 腹节腹板前部(Noirot，1995；Quennedey *et al.*，2008)。推测白蚁的祖先类型具有分节的腹板腺，在进化的过程中逐渐减少，形成两个进化分支，即 3 个腹板腺的澳白蚁科和 1 个腹板腺的其他各科，单个腹板腺分支中再分化出位于第 5 腹节腹板的木白蚁科-鼻白蚁科-齿白蚁科-白蚁科分支，以及位于第 4 腹节腹板的原白蚁科-草白蚁科分支(Noirot，1995)。澳白蚁科、草白蚁科、原白蚁科盲白蚁亚科、木白蚁科、白蚁科的腹板腺由两类细胞组成，类型Ⅰ细胞属于特化的表皮细胞，类型Ⅱ细胞为特化的绛色细胞(oenocytes)。腺体细胞外侧膜内陷折叠形成微绒毛，微绒毛构成的空间可能用于分泌物贮存(图 1：A，B，E)；有些类群在微绒毛区域外形成大型的细胞外空间(extracellular space)(腹板腺囊)，其分泌物的贮存能力进一步增强(图 1：D，H)。鼻白蚁科、齿白蚁科、原白蚁科的原白蚁亚科(Termopsinae)，其腹板腺还存在类型Ⅲ腺体细胞，该类细胞由顶端的管道细胞和基部的腺体细胞组成，腺体细胞分泌物或者通过管道细胞直接开口于体外(图 1：C，F)，或通过管道细胞跨越类型Ⅰ、Ⅱ腺体细胞形成的腹板腺囊向体外开口(图 1：G)。

有的白蚁非生殖品级个体的腹板腺分泌踪迹信息素，生殖品级中分泌配对性信息素或踪迹信息

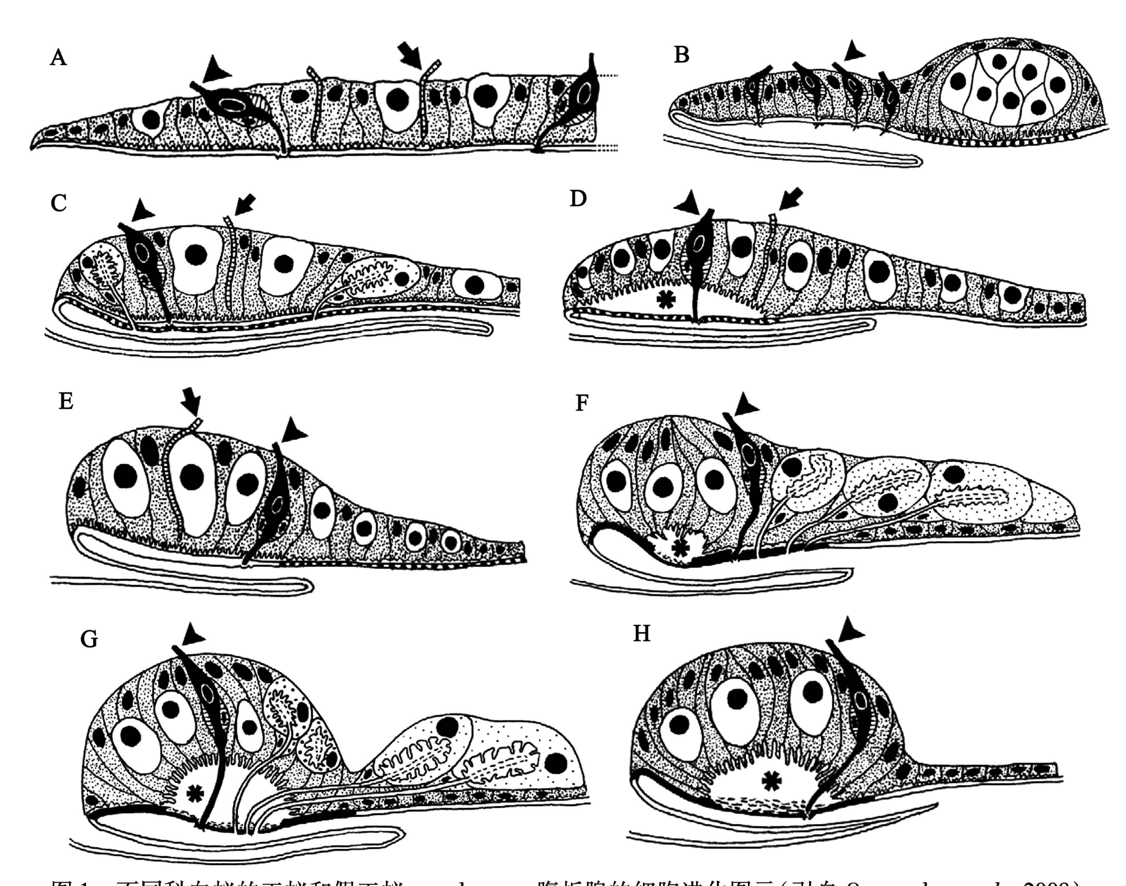


图 1 不同科白蚁的工蚁和假工蚁 pseudergates 腹板腺的细胞进化图示(引自 Quennedey *et al.*，2008)

Fig. 1 Diagram of the cytological evolution of the sternal glands in workers and pseudergates belonging to different families of termites (adopted from Quennedey *et al.*, 2008)

A：澳白蚁科(部分)Mastotermitidae (part)；B：草白蚁科 Hodotermitidae；C：原白蚁科原白蚁亚科 Termopsidae，Termopsinae；D：原白蚁科盲白蚁亚科 Termopsidae，Porotermitinae；E：木白蚁科 Kalotermitidae；F：锯白蚁科 Serritermitidae；G：鼻白蚁科 Rhinotermitidae；H：白蚁科 Termitidae. 有浓密黑点的为类型Ⅰ细胞；空白无黑点的为类型Ⅱ细胞；有稀疏黑点的为类型Ⅲ细胞；星号部位为细胞外空间(腹板腺囊)；三角为传入神经(钟形感器或机械型感觉毛)；箭头为传出神经(神经分泌细胞)。Class Ⅰ cells are stippled; class Ⅱ cells are clear; class Ⅲ cells are light stippled; extracellular space is indicated by the asterisk; afferent innervations (campaniform sensilla or mechanosensory bristles) are indicated by the triangle; efferent innervations (neurosecretory fibers) are indicated by the arrow.

素，两类品级个体腹板腺分泌的信息化合物化学结构相同，但行使不同的生理功能，低浓度时用于跟踪，高浓度时用于生殖召唤。有的白蚁成虫的腹板腺退化，不用于分泌配对性信息素。即使是用于分泌配对性信息素的种类，在雌雄成虫完成配对建巢后，腹板腺也将退化萎缩，腺体提取物失去生物活性（Quennedey and Leuthold，1978）。成虫期其功能仅用于成虫的召唤配对，对配对后的交配活动似乎并不具有控制作用。因此 Bordereau 和 Pasteels（2011）将其称为配对性信息素（sex-pairing pheromones）。从功能的角度，配对性信息素似可视为成虫的踪迹信息素。

3　踪迹信息素类群特征

白蚁踪迹信息素具有明显的结构保守性，常见不同种类具有相同的踪迹信息素系统，但不同类群的踪迹信息素也有明显区别，在象白蚁亚科（Nasutitermitinae），甚至不同类型兵蚁之间的踪迹信息素也有差异（Costa-Leonardo *et al.*，2009）。白蚁取食生态和发育进化有两个重要节点，即是否到巢外取食以及是否形成真正的工蚁品级，上述不同类群踪迹信息素种类变化与系统发生、取食生态、发育进化的关系目前还不很明晰。Sillam-Dussès 等（2006）将不同类群白蚁踪迹信息素情况归纳如下：（1）澳白蚁科澳白蚁亚科（Mastotermitinae）澳白蚁属 *Mastotermes* 的踪迹信息素化合物为十一碳二烯醇；（2）原白蚁科原白蚁亚科动白蚁属 *Zootermopsis* 为十二碳醛；（3）草白蚁科草白蚁亚科（Hodotermitinae）草白蚁属 *Hodotermes* 为十八碳醛；（4）木白蚁科的堆砂白蚁属 *Cryptotermes*、前砂白蚁属 *Procryptotermes*、木白蚁属 *Kalotermes*、新白蚁属 *Neotermes*、后琥珀白蚁属 *Postelectrotermes* 为十二碳单烯醇；（5）鼻白蚁科鼻白蚁亚科（Rhinotermitinae）的鼻白蚁属 *Rhinotermes*、长鼻白蚁属 *Schedorhinotermes*，鼻白蚁科乳白蚁亚科（Coptotermitinae）的乳白蚁属 *Coptotermes*，异白蚁亚科（Heterotermitinae）的异白蚁属 *Heterotermes*、散白蚁属 *Reticulitermes* 为十二碳三烯醇；（6）原鼻白蚁亚科（Prorhinotermitinae）原鼻白蚁属 *Prorhinotermes* 为新松柏烯；（7）白蚁科大白蚁亚科（Macrotermitinae）伪刺白蚁属 *Pseudocanthotermes* 为十二碳三烯醇；（8）大白蚁亚科钩白蚁属 *Ancistrotermes* 为十二碳双烯醇；（9）大白蚁亚科大白蚁属 *Macrotermes*、土白蚁属 *Odontotermes* 为十二碳单烯醇；（10）白蚁亚科（Termitinae）镰白蚁属 *Drepanotermes*、方白蚁属 *Cubitermes* 为十二碳三烯醇；（11）象白蚁亚科聚白蚁属 *Syntermes*、角象白蚁属 *Cornitermes* 两个属的具颚兵蚁（mandibulate nasutes）为十二碳三烯醇；（12）象白蚁亚科象白蚁属、缩白蚁属 *Constrictotermes* 和三脉白蚁属 3 个属的全职兵蚁（fully nasutes）为十二碳三烯醇和新松柏烯的混合物。

4　白蚁踪迹信息素的简约性

信息化合物的简约性（parsimony）一般与多效性（multifunction）相联系，即一种信息化合物具有多种功能（多效应），从而使信息化合物的生物合成途径、器官或原料等方面出现节省的现象。信息化合物的简约性在节肢动物中普遍存在，在社会性昆虫中表现尤为明显（Blum，1996），如蜜蜂的蜂王物质在蜂巢内具有抑制工蜂卵巢发育及工蜂建造新王台的作用，还能招引工蜂在蜂王身边形成侍从圈。当处女蜂王出巢婚飞时，蜂王物质则具有性信息素的功能，吸引雄蜂前来交配。在分群行为中，又可与其他信息化合物一起，对蜂群发挥吸引、聚集、控制和安定作用（董双林，2004）。广义而言，信息化合物的简约性包括相同的信息化合物由不同腺体分泌、不同种类使用相同的信息化合物以及一种信息化合物具有多种功能（Costa-Leonardo and Pasteels，2009）。

白蚁信息素的简约性大致表现为以下形式（Bordereau *et al.*，2011）：（1）非生殖品级的踪迹信息素和分飞配对期间成虫的配对性信息素具有相同的化学结构，且均由腹板腺分泌。但用于跟随行为（工蚁采食和雌雄成虫串连）时的信息素浓度低，用于成虫召唤时的浓度显著提高。如 *Pseudacanthotermes spiniger*、*P. militaris*（Bordereau *et al.*，1993）；桑特散白蚁 *Reticulitermes santonensis*（Laduguie *et al.*，1994）；黑翅土白蚁 *Odontotermes formosanus*（Wen *et al.*，2012）；巴基斯坦钩白蚁 *Ancistrotermes pakistanicus*（Robert *et al.*，2004）等。（2）踪迹信息素与配对性信息素具有相同的化学结构，但分泌器官不同，前者由非生殖品级的腹板腺分泌，后者由成虫的背板腺分泌。如 *Cornitermes bequaerti*（Bordereau *et al.*，2002；Sillam-Dussès *et al.*，2006）。（3）一些白蚁的踪迹信息素在另一些

白蚁种类中用做配对性信息素。如十二碳单烯醇是木白蚁科和白蚁科大白蚁亚科一些种类的踪迹信息素，也是 *Syntermes praecellens* 配对性信息素的主要组分(Bordereau and Pasteels，2011)。新松柏烯是 *T. bettonianus* (McDowell and Oloo，1984；Costa-Leonardo *et al.*，2009)和美象白蚁(Bordereau and Pasteels，2011)的配对性信息素，但又是许多象白蚁亚科种类踪迹性信息素的主要组分。(4)内华达动白蚁和狭颈动白蚁 *Z. angusticollis* 的非生殖品级和雄成虫均能释放单组分踪迹信息素 4，6-二甲基十二碳-1-醛，该踪迹信息素可能也用做雄性配对性信息素。雌成虫则释放化学结构不同的配对性信息素，不能启动非生殖品级的跟踪行为。(5)山林原白蚁 *Hodotermopsis sjostedti* 非生殖品级和雄成虫均释放双组分踪迹信息素 4，6-二甲基十一碳-1-醇 + 微量的 4，6-二甲基十二碳-1-醛，而 4，6-二甲基十二碳-1-醛也为雄虫释放的配对性信息素，即雄成虫使用踪迹信息素的一个组分作为配对性信息素。雌成虫腹板腺释放的配对性信息素(*E*)-2，6，10-三甲基-5，9-十一碳二烯醛不能启动非生殖品级的跟踪行为。

5 结语

现代分析技术的进步已显著地促进了白蚁踪迹信息素鉴定工作的进展，但就白蚁种类整体而言，许多类群的鉴定工作仍然较为薄弱，其中草白蚁科、齿白蚁科以及一些食土白蚁的踪迹信息素鉴定工作依然缺乏，在对不同白蚁类群踪迹信息素进行更加广泛鉴定的基础上，才有可能更准确地勾勒出踪迹信息素结构进化的轮廓。踪迹信息素化学组分与行为的关系是另一类值得注意的问题，目前鉴定的白蚁踪迹信息素主要为单组分或双组分系统，但跟踪行为则具有丰富的内涵，如白蚁的采食活动就包括食物的发现、对同伴个体的召唤、采食初始阶段行进路线的构建、采食过程中对道路的维护、采食结束时道路的废弃、白蚁外出和回巢的方向控制[跟踪反应的极性(trail polarity)]等问题，其中踪迹信息素、蚁源烃类、警戒信息素、助食素和机械振动信号等可能都在不同环节发挥作用(黄求应等，2005；文平等，2011)，而踪迹信息素的作用机制研究还有待进一步深入。白蚁腹板腺由 3 类细胞构成，不同种类的白蚁腹板腺的组成细胞存在差异。类型Ⅰ、Ⅱ细胞常形成共同的细胞外空间(腹板腺囊)，第 3 类细胞则通过自己的导管细胞直接开口于体外，不同腺体细胞与踪迹信息素组分之间的关系，也有待研究阐明。从目前已有的鉴定结果看，白蚁踪迹信息素的化学组分具有种特异性以及多种通用或同一化合物行使多种功能的简约性特点，这种情况的适应意义和进化机制的研究有待探索。此外，虽然根据已知的化学结构、参考其他昆虫的相关研究大致可推导白蚁踪迹信息素的合成途径，但实际证实这些生物合成途径依然是细致而繁重的工作。

参考文献(References)

Birch AJ，Brown WV，Corrie JET，Moore BP，1972. Neocembrene-A，a termite trail pheromone. *J. Chem. Soc. Perkin. Trans.*，1：2653－2658.

Blum MS，1996. Semiochemical parsimony in the Arthropoda. *Annu. Rev. Entomol.*，41：353－374.

Bordereau C，Cancello EM，Sémon E，Courrent A，Quennedey B，2002. Sex pheromone identified after solid phase microextraction from tergal glands of female alates in *Cornitermes bequaerti* (Isoptera，Nasutitermitinae). *Insectes Soc.*，49：209－215.

Bordereau C，Lacey MJ，Sémon E，Braekman JC，Ghostin J，Robert A，Sherman JS，Sillam-Dussès D，2010. Sex pheromones and trail-following pheromone in the basal termites *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) and *Z. angusticollis* (Hagen) (Isoptera，Termopsidae，Termopsinae). *Biol. J. Linn. Soc.*，100：519－530.

Bordereau C，Pasteels JM，2011. Pheromones and chemical ecology of dispersal and foraging in termites. In：Bignell DE，Roisin Y，Lo N eds. Biology of Termites：A Modern Synthesis. Springer，Dordrecht，Heidelberg，London，New York. 279－320.

Bordereau C，Robert A，Bonnard O，Le Quéré JL. 1991. (3*Z*，6*Z*，8*E*)-3，6，8-Dodecatrien-1-ol：sex pheromone in a higher fungus-growing termite，*Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera，Macrotermitinae). *J. Chem. Ecol.*，17(11)：2177－2191.

Bordereau C，Robert A，Laduguie N，Bonnard O，Le Quéré JL，Yamaoka R，1993. Détection du (*Z*，*Z*，*E*)-3，6，8-dodecatrien-1-ol par les ouvriers et les essaimants de deux espèces de termites champignonnistes：*Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris* (Termitidae，Macrotermitinae). *Actes Coll Insect Soc.*，8：145－149.

Colasurdo N，Despland E，2005. Social cues and following behavior in the forest tent caterpillar. *J. Insect Behav.*，18(1)：77－87.

Costa-Leonardo AM，Casarin FE，Lima JT，2009. Chemical communication in Isoptera. *Neotrop. Entomol.*，38(1)：1－6.

Costanzo JP，1989. Conspecific scent trailing by garter snakes (*Thamnophis sirtalis*) during autumn further evidence for use of pheromones in den location. *J. Chem. Ecol.*，15(11)：2531－2538.

Deng XJ，Zhang JM，Hu JF，Yang J，Hu YY，Zheng Q，2002. Biological activity of a synthetic trail-pheromone analogue of the black-winged subterranean termite，*Odontotermes formosanus* Shiraki. *Acta Entomol. Sin.*，45(6)：739－742. [邓晓军，张珈

敏，胡建芳，杨娟，胡远杨，郑穹，2002. 合成黑翅土白蚁踪迹信息素类似物的生物活性. 昆虫学报，45(6)：739 –742]

Dong SL，2004. Semiochemicals. In：Wang YC eds. Insect Physiology. China Agriculture Press，Beijing. 336 –343. [董双林，2004. 信息化合物. 见：王荫长 主编. 昆虫生理学. 北京：中国农业出版社. 336 –343]

Hanus R，Sobotnvik J，Krasulova J，Jiros P，Zacek P，Kalinova B，Dolejsova K，Cvacka J，Bourguignon T，Roisin Y，Lacey MJ，Sillam-Dusses D，2012. Nonadecadienone，a new termite trail-following pheromone identified in *Glossotermes oculatus* (Serritermitidae). *Chem Senses*，37：55 –63.

Huang QY，Xue D，Lei CL，2005. Advances in phagostimulating pheromone in termites. *Acta Entomol. Sin.*，48(4)：616 –621. [黄求应，薛东，雷朝亮，2005. 白蚁诱食信息素研究进展. 昆虫学报，48(4)：616 –621]

Hummel H，Karlson P，1968. Hexansäure als Bestandteil des Spurpheromons der Termite *Zootermopsis nevadensis* Hagen. *Z. Physiol. Chem.*，349：725 –727.

Kaib M，Bruinsma O，Leuthold RH，1982. Trail following in termites：evidence for a multicomponent system. *J. Chem. Ecol.*，8(9)：1193 –1205.

Klochkov SG，Pushin AN，1989. Trail pheromone of *Kalotermes flavicollis*. *Chem. Nat. Compd.*，25 (7)：115 –118.

Kotoklo EA，Sillam-Dussès D，Ketoh G，Semon E，Robert A，Bordereau C，Glitho IA，2010. Identification of the trail-following pheromone of the pest termite *Amitermes evuncifer* (Isoptera：Termitidae). *Sociobiology*，55：579 –588.

Lacey MJ，Semon E，Krasulova J，Sillam-Dusses D，Robert A，Cornette R，Hoskovec M，Zacek P，Valterova I，Bordereau C，2011. Chemical communication in termites：syn-4，6-dimethylundecan-1-ol as trail-following pheromone，syn-4，6-dimethylundecanal and (5*E*)-2，6，10-trimethylundeca-5，9-dienal as the respective male and female sex pheromones in *Hodotermopsis sjoestedti* (Isoptera，Archotermopsidae). *J. Insect Physiol.*，57：1585 –1591.

Laduguie N，Robert A，Bonnard O，Vieau F，Quere JL，Semon E，Bordereau C，1994. Isolation and identification of (3*Z*，6*Z*，8*E*)-3，6，8-dodecatrien-1-ol in *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera，Rhinotermitidae)：roles in worker trail-following and in alate sex-attraction behaviour. *J. Insect Physiol.*，40(9)：781 –787.

Lüscher M，1961. Demonstration of a trail pheromone in termites. *Symp. Gen. Biol. Ital.*，11：191 –192.

MacFarlane J，1983. Observations on trail pheromone，trail-laying and longevity of natural trails in the termite，*Macrotermes michaelseni*. *Insect Sci. Appl.*，4(4)：309 –318.

Matsumura F，Coppel HC，Tai A，1968. Isolation and identification of termite trail-following pheromone. *Nature*，219：963 –964.

Matsumura F，Jewett DM，Coppel HC，1972. Interspecific response of termite to synthetic trail-following substances. *J. Econ. Entomol.*，65(2)：600 –602.

Matsumura F，Nishimoto K，Ikeda T，Coppel HC，1976. Influence of carbon sources on the production of the termite trail following substance by *Gloeophyllum trabeum*. *J. Chem. Ecol.*，2(3)：299 –305.

McDowell PG，Oloo GW，1984. Isolation，identification，and biological activity of trail-following pheromone of termite *Trinervitermes bettonianus* (Sjöstedt) (Termitidae：Nasutitermitinae). *J. Chem. Ecol.*，10(6)：835 –851.

Moore BP，1966. Isolation of the scent-trail pheromone of an Australian termite. *Nature*，211：746 –747.

Noirot C，1995. The sternal glands of termites：segmental pattern，phylogenetic implications. *Insectes Soc.*，42：321 –323.

Peppuy A，Robert A，Sémon E，Bonnard O，Son NT，Bordereau C，2001a. Species specificity of trail pheromones of fungus-growing termites from northern Vietnam. *Insectes Soc.*，48：245 –250.

Peppuy A，Robert A，Sémon E，Ginies C，Lettere M，Bonnard O，Bordereau C，2001b. (*Z*)-Dodec-3-en-1-ol，a novel termite trail pheromone identified after solid phase microextraction from *Macrotermes annandalei*. *J. Insect Physiol.*，47：445 –453.

Peterson SC，Fitzgerald TD，1991. Chemoorientation of eastern tent caterpillars to trail pheromone 5β-cholestane-3，24-dione. *J. Chem. Ecol.*，17(10)：1963 –1972.

Prestwich GD，1981. Terpene biosynthesis by nasute termite soldiers (Isoptera：Nasutitermitinae). *Insect Biochem.*，11：331 –336.

Quennedey A，Leuthold RH，1978. Fine structure and pheromonal properties of the polymorphic sternal gland in *Trinervitermes bettonianus* (Isoptera：Termitidae). *Insectes Soc.*，25：153 –162.

Quennedey A，Sillam-Dussès D，Robert A，Bordereau C，2008. The fine structural organization of sternal glands of pseudergates and workers in termites (Isoptera)：a comparative survey. *Arthropod Struct. Dev.*，37(3)：168 –185.

Robert A，Peppuy A，Sémon E，Boyer FD，Lacey MJ，Bordereau C，2004. A new C12 alcohol identified as a sex pheromone and a trail-following pheromone in termites：the diene (*Z*，*Z*)-dodeca-3，6-dien-1-ol. *Naturwissenschaften*，91(1)：34 –39.

Runcie CD，1987. Behavioral evidence for multicomponent trail pheromone in the termite，*Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera：Rhinotermitidae). *J. Chem. Ecol.*，13(9)：1967 –1978.

Saran RK，Millar JG，Rust MK，2007. Role of (3*Z*，6*Z*，8*E*)-dodecatrienol-1-ol in trail following，feeding，and mating behavior of *Reticulitermes hesperus*. *J. Chem. Ecol.*，33：369 –389.

Shatov KS，1977. Chemical signals in the termite *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson (Isoptera，Hodotermitidae). In：Proceedings of the VIII Congress of IUSSI，Wageningen，the Netherlands. 50 –51.

Sillam-Dussès D，2004. Evolution des Phéromones de Piste chez les Termites et leurs Relations avecles Phéromones Sexuelles. PhD Dissertation，Thèse Université Bourgogne，Dijon.

Sillam-Dussès D，Hanus R，Oukasha A，El-Latif A，Jiroš P，Krasulová J，Kalinová B，Valterová I，Šobotník J，2011. Sex pheromone and trail pheromone of the sand termite *Psammotermes hybostoma*. *J. Chem. Ecol.*，37(2)：179 –188.

Sillam-Dussès D，Kalinová B，Jiroš P，Brezinova A，Cvacka J，Hanus R，Sobotnik J，Bordereau C，Valterova I，2009a. Identification by GC-EAD of the two component trail-following pheromone of

Prorhinotermes simplex (Isoptera, Rhinotermitidae, Prorhinotermitinae). J. Insect Physiol., 55(8): 751 – 757.

Sillam-Dussès D, Robert A, Sémon E, Lacey M, Bordereau C, 2006. Trail-following pheromones and phylogeny in termites. In: Proceedings of the XV Congress of IUSSI, Washington, DC. 100 – 101.

Sillam-Dussès D, Sémon E, Lacey MJ, Robert A, Lenz M, Bordereau C, 2007. Trail-following pheromones in basal termites, with special reference to *Mastotermes darwiniensis*. *J. Chem. Ecol.*, 33(10): 1960 – 1977.

Sillam-Dussès D, Sémon E, Moreau C, Valterová I, Šobotník J, Robert A, Bordereau C, 2005. Neocembrene A, a major component of the trail-following pheromone in the genus *Prorhinotermes* (Insecta, Isoptera, Rhinotermitidae). *Chemoecology*, 15(1): 1 – 6.

Sillam-Dussès D, Sémon E, Robert A, Bordereau C, 2009b. (*Z*)-Dodec-3-en-1-ol, a common major component of the trail-following pheromone in the termites Kalotermitidae. *Chemoecology*, 19: 103 – 108.

Sillam-Dussès D, Sémon E, Robert A, Cancello E, Lenz M, Valterova I, Bordereau C, 2010. Identification of multi-component trail pheromones in the most evolutionarily derived termites, the Nasutitermitinae (Termitidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 99(1): 20 – 27.

Stuart AM, 1961. Mechanism of trail-laying in two species of termites. *Nature*, 189: 419.

Tai A, Matsumura F, Coppel HC, 1969. Chemical identification of the trail-following pheromone for a southern subterranean termite. *J. Org. Chem.*, 34(7): 2180 – 2182.

Tokoro M, Takahashi M, Yamaoka R, 1992. Identification of trail pheromone precursors from subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Chem. Ecol.*, 18(3): 517 – 526.

Tokoro M, Takahashi M, Yamaoka R, 1994. (*Z*, *E*, *E*)-dodecatrien-1-ol: a minor component of trail pheromone of termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki. *J. Chem. Ecol.*, 20(1): 199 – 215.

Tokoro M, Yamaoka R, Hayashiya K, Takahashi M, Nishimoto K, 1990. Evidence for trail-pheromone precursor in termite *Reticulitermes speratus* (Kolbe) (Rhinotermitidae: Isoptera). *J. Chem. Ecol.*, 16(8): 2549 – 2557.

Traniello JFA, 1982. Recruitment and orientation components in a termite trail pheromone. *Naturwissenschaften*, 69: 343 – 344.

Tschinkel WR, Close PG, 1973. The trail pheromone of the termite, *Trinervitermes trinervoides*. *J. Insect Physiol.*, 19: 707 – 721.

Wen P, Ji BZ, Liu SW, 2011. Communication in foraging behavior of termites. *Acta Entomol. Sin.*, 54 (3): 352 – 360. [文平, 嵇保中, 刘曙雯, 2011. 白蚁采食行为中的信息交流. 昆虫学报, 54 (3): 352 – 360]

Wen P, Ji BZ, Liu SW, Liu C, Sillam-Dussès D, 2012. Sex-pairing pheromone in the Asian termite pest species *Odontotermes formosanus*. *J. Chem. Ecol.*, 38: 566 – 575.

Weyh R, Maschwitz U, 1982. Individual trail marking by larvae of the scarce swallowtail *Iphiclides podalirius* L. (Lepidoptera; Papilionidae). *Oecologia*, 52(3): 415 – 416.

Wobst B, Farine JP, Ginies C, Semon E, Robert A, Bonnard O, Connetable S, Bordereau C, 1999. (*Z*, *Z*, *E*)-3,6,8-Dodecatrien-1-ol, a major component of trail-following pheromone in two sympatric termite species *Reticulitermes lucifugus grassei* and *R. santonensis*. *J. Chem. Ecol.*, 25(6): 1305 – 1318.

Yamaoka R, Tokoro M, Hayashiya K, 1987. Determination of geometric configuration in minute amounts of highly unsaturated termite trail pheromone by capillary gas chromatography in combination with mass spectrometry and fourier-transform infrared spectroscopy. *J. Chromatogr.*, 399: 259 – 267.

(责任编辑: 赵利辉)